

**Кодирование видоспецифической информации
в звуковых сигналах кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae)**

О.С. Корсуновская

**Coding of species-specific information in sound signals
of the tettigoniids (Orthoptera, Tettigoniidae)**

O.S. Korsunovskaya

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва, 119992 (Moscow State University, Biology Faculty, Moscow, 19992, Russia). E-mail: korsuno@aport.ru

Резюме. Приводятся данные об информативных параметрах акустических сигналов Conocephalinae, Tettigoniinae и Phaneropterinae. Основную роль при опознании конспецифических особей играют амплитудно-временные параметры. Кузнечики, издающие трели или последовательности серий, используют частоту повторения пульсов в трелях и сериях, частоту повторения серий, реже – число пульсов и длительность межпульсовых интервалов. У видов с аperiodическими сигналами распознавание ведется в основном по длительности пульса либо по его внутренней структуре. У некоторых листовых кузнечиков информативным параметром является длительность задержки звукового ответа самки на призывный сигнал. Частотные параметры также используются при опознании конспецифических сигналов, однако преимущественно при низкой интенсивности звука. С ростом уровня акустического сигнала избирательность реакций насекомых снижается. Проводится сравнение кодирования видоспецифической информации у кузнечиков и сверчков. Предполагается, что в основе дискриминации кон- и гетероспецифических сигналов у представителей Ensifera в целом лежат сходные механизмы. Опознание конспецифического сигнала является динамическим процессом. По мере приближения к источнику звука, по-видимому, используются разные параметры, и/или меняется их значение для распознавания.

Ключевые слова. Orthoptera, Tettigoniidae, акустическая коммуникация, информативные параметры сигналов.

Abstract. The data about informative parameters of acoustic signals of the Conocephalinae, Tettigoniinae and Phaneropterinae are given. Pattern of amplitude modulation of the song plays the main role in species identification. Katydid producing trills or series sequences use pulse rate or series rate, less often, they use number of pulses and duration of intervals between them. In species with aperiodic signals, recognition is mainly based on the duration and structure of pulse. It is shown, that in some Phaneropterinae, the main informative parameter is the delay of the female sound response to male calling song. Carrier frequency also is used in identification of conspecific sounds, however mainly at low sound level. The selectivity of reactions of insects is reduced with increasing of sound intensity. Coding of species-specific information in tettigoniids and gryllids is compared. It is supposed, that discrimination of con- and heterospecific signals in Ensifera is based on the similar mechanisms. The identification of conspecific song is a dynamic process. During approaching to a sound source, apparently, the different song parameters are used, and/or their importance for recognition changes.

Key words. Orthoptera, Tettigoniidae, acoustic communication, informative parameters of songs.

Введение

Звуковая сигнализация широко распространена в классе насекомых. С ее помощью регулируются внутри- и межпопуляционные отношения, в частности обеспечиваются встречи особей противоположного пола, выбор оптимального полового партнера и межвидовая изоляция, а также защита от хищников и размещение в биотопе. У большинства кузнечиков звуки продуцируют только самцы. Они издают следующие типы сигналов: призывные, территориальные, агрессии, прекопуляционные, протеста и ответные. В некоторых семействах звуковым аппаратом обладают и самки, но они, за редким исключением, издают только ответные звуки и/или сигналы протеста. Максимальное число сигналов у одного вида в подавляющем большинстве случаев не превышает трех.

Звуковые сигналы кузнечиковых обладают четко выраженной амплитудно-временной организацией и частотными характеристиками, обеспечивающими успешную передачу видоспецифической информации в разнообразных условиях акустической среды. Конспецифические звуковые сигналы вызывают у кузнечиков 2 основные поведенческие реакции: фонокинетику реакцию (фонотаксис) и звуковой ответ.

Фонотаксис может быть как положительным (у самок и самцов, если акустический сигнал выполняет агрегационную функцию), так и отрицательным (у самцов некоторых кузнечиков при интенсивности сигнала соседа, превышающей некий пороговый уровень). Звуковые ответы на пение соседа зарегистрированы у самцов всех изученных подсемейств (они продуцируют призывный или территориальный сигналы), но специфические ответные сигналы характерны преимущественно для самок многих *Phaneropterinae*, а также некоторых *Bradypoginae* и, по-видимому, *Plemininae* (*Panoploscelis*). Лишь у *Bradypoginae* (*Platystolus*) описаны подтверждающие (ответные) сигналы самцов на звуки самок, следующие за призывным сигналом самца (Pfaу, 1996).

Следует отметить, что у самцов избирательность реакций, как правило, ниже, чем у самок, так как они реагируют на звуки не только конспецифических, но и гетероспецифических особей, что, очевидно, связано с регуляцией взаимоотношений с другими членами биоценоза. Поэтому исследования видоспецифических реакций на акустические сигналы проводятся преимущественно на самках.

Изучение информативных параметров призывных сигналов, обеспечивающих межвидовую изоляцию, к настоящему времени проведено на сравнительно небольшом числе видов из подсемейств *Conocephalinae*, *Tettigoniinae* и *Phaneropterinae*.

Автор выражает благодарность проф. Р.Д. Жантиеву за помощь в работе. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-04-48189).

Подсемейство *Conocephalinae*

Четыре симпатрических вида *Ruspolia* (*R. flavovirens*, *R. differens*, *R. paraplesia* и *R. fusco-punctatus*) издают почти монотонные (16 кГц) призывные трели с разным ритмом повторения пульсов.* При предъявлении самке *R. flavovirens* призывных сигналов перечисленных видов оказалось, что ее фонотаксис обладает строгой видоспецифичностью. Кроме того, было показано, что процент положительных реакций самок *R. differens* и *R. flavovirens* на модели призывных сигналов с изменяемыми временными параметрами максимален, если частота повторения пульсов в модели равна или вдвое превышает естественную (Bailey, Robinson, 1971).

* В настоящей статье для обозначения элементов временной структуры акустических сигналов используется терминология Жантиева (1981): *пульс* - элементарная звуковая посылка, возникающая в результате однократного срабатывания звукового органа; *щелчок* - амплитудный всплеск, возникающий при ударе плектрумом (plectrum) по единичному зубцу стридуляционной жилки (pars stridens); *серия* - периодически повторяющиеся группы пульсов; *трель* - сигнал неопределенной длительности, представляющий собой непрерывную последовательность пульсов со стабильной частотой повторения.

Исследование фонотаксиса самок *Neoconocephalus robustus* и *N. bivocatus*, самцы которых издают трели (*N. robustus*) или 2-пульсовые серии (*N. bivocatus*) с очень высокой частотой повторения пульсов ($175-200\text{ с}^{-1}$), показало, что для самок первого вида привлекательными оказались как конспецифические звуки или их модели с малой скважностью, то есть высоким значением отношения длительности пульса к периоду его повторения (duty-cycle), так и звуки без амплитудной модуляции (Deily, Schul, 2004). Реакции самок на сигналы без амплитудной модуляции, но с шумовым заполнением, близким к конспецифическому, описаны также у *Conocephalus nigropleurum* и *C. brevipennis* (Morris, Fullard, 1983), а также у представителя подсемейства Tettigoniinae – *Tettigonia caudata* (Schul, 1998).

Интересно, что одинаково эффективными (50% положительных реакций) оказались модели с равной длительностью пульсов и интервалов между ними (3 мс), так и трели из пульсов длительностью 24 мс, разделенные паузами в 12 мс. У второго вида самки привлекались не только сигналом с пульсами, сгруппированными в серии, но и трелями, пульсы в которых следовали с частотой повторения серий в конспецифических сигналах (87 с^{-1}). При этом изменения скважности в широких пределах не оказывали влияния на привлекательность тестовой модели с конспецифической частотой повторения пульсов.

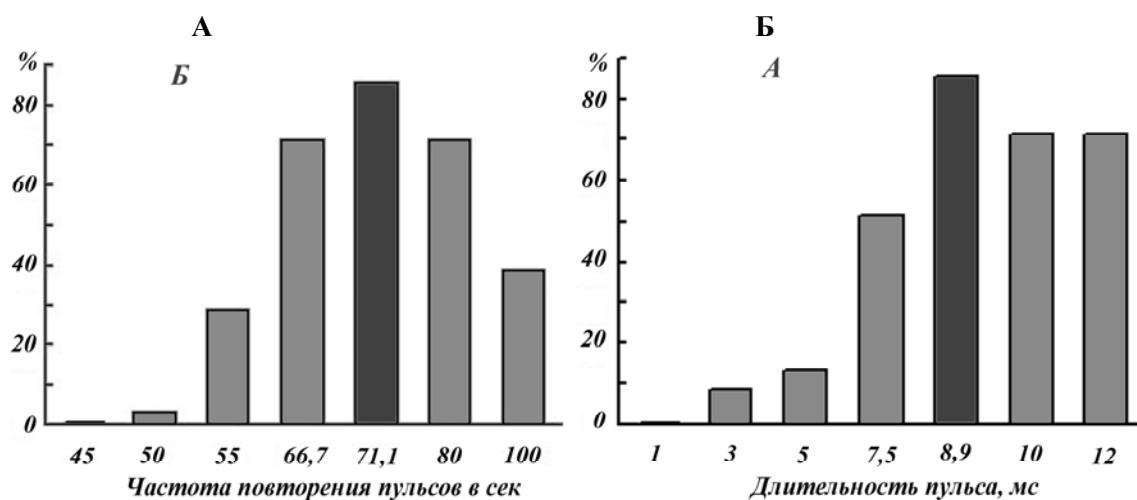


Рис. 1. Реакция самок *Metrioptera roeselii* на призывный сигнал и его модели. А – реакция на трели с различной частотой повторения пульсов (ЧПП): по горизонтали – ЧПП (с^{-1}); по вертикали – процент положительных реакций. Б – реакция на трели с различной длительностью пульсов: по горизонтали – длительность пульса (мс); по вертикали – процент положительных реакций. Более темным цветом обозначены колонки, соответствующие реакциям на естественный сигнал. По Жантиеву (1981).

Подсемейство Tettigoniinae

Эксперименты по изучению информативных параметров призывных сигналов *Metrioptera roeselii* (неопубликованные данные Жантиева и Михальской – см. Жантиев, 1981) свидетельствуют о том, что у данного вида видоспецифическую информацию несет частота повторения пульсов (рис. 1А). Однако, кроме этого параметра, в опознании конспецифического сигнала существенную роль играет и длительность пульса – реакции самок максимальны, когда значение этого показателя составляет 10-12 мс, т.е. соответствует естественному (рис. 1Б). Изменения несущей частоты в оптимальном для слуховых органов диапазоне (20-30 кГц) не оказывали заметного влияния на фонотаксис самок. Реакция самок наблюдалась даже при заполнении

моделей чистым тоном. Следует, однако, отметить, что для активизации самок такими звуками требовалось не менее трех-четырёх минут.

Несколько иные результаты были получены при изучении фонотаксиса самок *M. sphagnorum* (Morris et al., 1975). Призывный сигнал этого кузнечика имеет сложную структуру. Самкам, помещенным на круглую арену, поочередно предлагали записанный на магнитную ленту призывный сигнал, лишенный низкочастотного компонента (модель *A*), призывный сигнал без высокочастотных серий (модель *B*) и чистый тон (33 кГц). Было показано, что положительный фонотаксис вызывают все тестовые сигналы, кроме модели *B*, но процент положительных реакций различен в разных опытах. Так, если стимуляция призывным сигналом приводила к тому, что 92% насекомых оказывалось в квадранте с динамиком, то модель *A* вызывала только 45% таких реакций, а чистый тон – 38%. Таким образом, у *M. sphagnorum* информативными элементами являются также и частотные параметры звука. Несущая частота используется при опознании конспецифического (КС) сигнала также кузнечиками рода *Tettigonia* – при одновременной стимуляции самок *T. cantans* звуками с КС временной организацией, но разным частотным заполнением [кон- и гетероспецифическим (ГС)], насекомое выбирает модель с КС частотой, однако, если интенсивность альтернативного сигнала повысить на 12 дБ, самка предпочитает сигналы с ГС частотным заполнением (Schul et al., 1998).

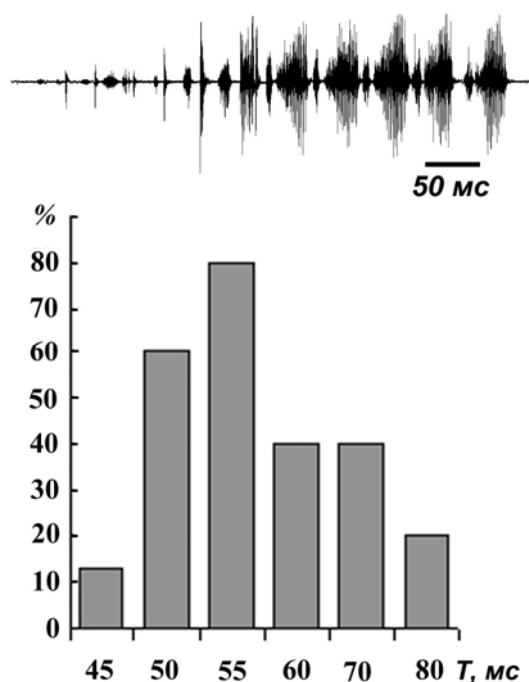


Рис. 2. Осциллограмма призывного сигнала самца *Platycleis meridiana* при 27°C (вверху) и звуковые ответы самца этого вида на трели (18 кГц, 82 дБ) с разным периодом повторения пульсов при 22°C (внизу): по горизонтали – период повторения пульсов (мс); по вертикали – процент положительных реакций.

Исследования, проведенные на трех европейских видах *Tettigonia*, показали, что самки *T. caudata* и *T. cantans*, как и *M. roeseli*, опознают конспецифического самца по частоте повторения пульсов в его трели, причем для первого вида важным информативным параметром является низкая скважность сигнала. В призывных звуках *T. viridissima* в качестве основного носителя видоспецифической информации выступает частота повторения 2-пульсовых серий (Schul, 1998; Schul et al., 1998). Иные результаты были получены нами при изучении звуковых ответов самцов *Platycleis meridiana*. Эти кузнечики во время пения чередуют свои серии с сериями соседа. Оказалось, что звуковую реакцию самца можно вызвать, предъявляя ему не только серии, но и

трели с временными параметрами, близкими к КС. Избирательность реакций насекомого была довольно высокой – кузнечик дискриминировал модели, период повторения пульсов в которых различался на 5 мс (рис. 2). Таким образом, у *P. meridiana* ведущим параметром, кодирующим видоспецифическую информацию, является частота повторения пульсов.

Подсемейство *Phaneropterinae*

Как известно, самки многих видов листовых кузнечиков издают звуки в ответ на акустические сигналы конспецифических самцов, причем для их опознания насекомому нередко достаточно лишь единичного предъявления призывного сигнала (у многих видов представленного одним пульсом). В связи с этим встает вопрос, как в сигналах *Phaneropterinae* кодируется видоспецифическая информация?

Начало исследования этой проблемы было положено работами Спунера (Spooner, 1964, 1968), в которых была продемонстрирована функциональная специализация отдельных компонентов сложных сигналов *Scudderia*. Разную функциональную нагрузку несут и 4 фазы самых сложных из зарегистрированных у *Ensifera* акустических сигналов, недавно исследованных у группы видов *Amblycorypha uhleri* (Walker, 2004). У этих насекомых звуковой ответ и фонотаксис самки вызывают только I–III фазы сигнала самца, а заключительная серия щелчков (IV фаза), накладывающаяся на ответ самки, очевидно, служит для маскировки, препятствуя установлению акустического контакта самки с сателлитным самцом.*

Тем не менее, механизмы кодирования видоспецифической информации, важной для репродуктивной изоляции, в звуках листовых кузнечиков оставались неясными. Поэтому на двух видах изофий (*Isophya taurica* и *I. stepposa*) было предпринято изучение реакций самок на модели призывных сигналов с изменяемыми параметрами (Жантиев, Дубровин, 1977). Сигналы этих кузнечиков представляют собой длительные пульсы (250 и 710 мс), за которыми следуют с интервалом в 1.5 с (*I. taurica*) или 150 мс (*I. stepposa*) один или несколько щелчков. У *I. taurica* второй компонент сигнала может отсутствовать. Самки отвечают на звуки самца также одним или несколькими щелчками, на несколько миллисекунд опережающими второй компонент его сигнала, если он выражен. Эти особенности сигнализации и акустического поведения позволили авторам в качестве модельных сигналов использовать звуковые посылки без заключительных щелчков. Анализ ответов самок *I. taurica* и *I. stepposa* на стимулы изменяемой длительности, интенсивности и частоты заполнения позволили сделать следующие заключения об информативных параметрах сигнала этих видов.

1. Основными информативными параметрами призывного сигнала является длительность пульса и его малая скважность, а при низком уровне стимула и частота его заполнения (рис. 3).
2. При повышении интенсивности стимула избирательность реакций самок падает.

Однако у других видов изофий с продолжительными сигналами, в отличие от *I. taurica* и *I. stepposa*, второй компонент призывных звуков выражен хорошо и, по-видимому, также может использоваться при их опознании. Для выяснения функциональной роли различных компонентов сигнала нами были выбраны *I. schneideri* и *I. modesta rossica*. Призывные звуки кавказской изофии представляют собой пульс (215–270 мс), отделенный от очень длительного (62–1200 мс) второго пульса паузой в 3.5 с (рис. 4А). У *I. modesta rossica* длительность первого компонента сигнала (пульса) составляет 140 мс, а второго (серии щелчков затухающей амплитуды) – около 600 мс. Пульс и щелчки разделены 5-секундным интервалом. При предъявлении самкам моделей призывных сигналов выяснилось следующее. Первого компонента сигнала достаточно для опознания

* Явление «акустического паразитизма», подробно описанное у австралийских листовых кузнечиков родов *Elephantodeta* и *Caedicia* (Bailey, Field, 2000; Hammond, Bailey, 2003), заключается в том, что самки, отвечающие на призывный сигнал самца, во время фонотаксиса «перехватываются» сателлитным самцом, который, издавая неполный короткий сигнал, встраивает его в интервал между окончанием звуков первого самца, к которому идет самка, и ее ответами, переключая, таким образом, ее внимание на себя.

конспецифических звуков, но недостаточно для запуска звукового ответа – самки *I. modesta rossica* демонстрировали положительный фонотаксис и уверенно находили самца или громкоговоритель, через который транслировали модель первого пульса. Положительный фонотаксис наблюдался в аналогичных условиях и у *I. schneideri*, но продолжительность поиска источника звука увеличивалась за счет ненаправленных перемещений. Второй компонент сигнала у обоих видов вызывают ответные щелчки, причем у *I. modesta rossica* для запуска звуковой реакции часто достаточно 2-3 начальных щелчков. Следует, однако, отметить, что иногда, многократно предъявляя модель первого компонента, удается вызвать ответ самки, но только с короткой видоспецифической задержкой (120-220 мс). У кавказской изофии самка отвечает на конец второго пульса (рис. 4А). Его минимальная длительность, вызывающая фонореакцию, составляет 400-600 мс (при 90 дБ).

Исследование реакций самки *Euconocercus iris* на конспецифические призывные звуки выявило сходное явление – для запуска звукового ответа необходимы заключительные щелчки, следующие за длительной серией пульсов.

Сравнение этих результатов с данными, полученными ранее, дает основание предполагать, что первоначально два компонента сигнала у листовых кузнечиков играли разную роль: первый вызывал фонотаксис, а второй – ответные сигналы самок. Но впоследствии у некоторых видов самки приобрели способность отвечать на пульс с видоспецифической задержкой без восприятия второго пульса (или заключительных щелчков). Это привело к ослаблению функциональной роли второго компонента и к его частичному или полному исчезновению. Иными словами, после восприятия конспецифического пульса самка любого вида потенциально готова ответить на него, но у *I. schneideri* и *I. modesta rossica* для этого необходим дополнительный триггерный сигнал, а у других видов он не является обязательным.

Последняя схема сигнализации представляет большой интерес, так как заставляет предполагать, что самки не только распознают сигнал по свойствам пульса, но и задерживают ответную звуковую реакцию на строго определенный видоспецифический интервал времени. Так как длительность пульса у разных видов составляет от нескольких миллисекунд до секунды, то, естественно, возникает вопрос – с какого момента начинается отсчет времени самкой: от начала или от конца пульса? Регистрируя реакцию самок *I. taurica* и *I. stepposa* на модели пульсов, Жантiev и Дубровин (1977) пришли к выводу, что у этих видов, издающих очень продолжительные пульсы, величина задержки слабо зависит от длительности стимула, и ответ самки задерживается относительно конца, а не начала звука (рис. 5А). У видов с короткими пульсами (*Phaneroptera nana*, *Tylopsis lilifolia*, *Leptophyes albiovittata* и *Poecilimon*

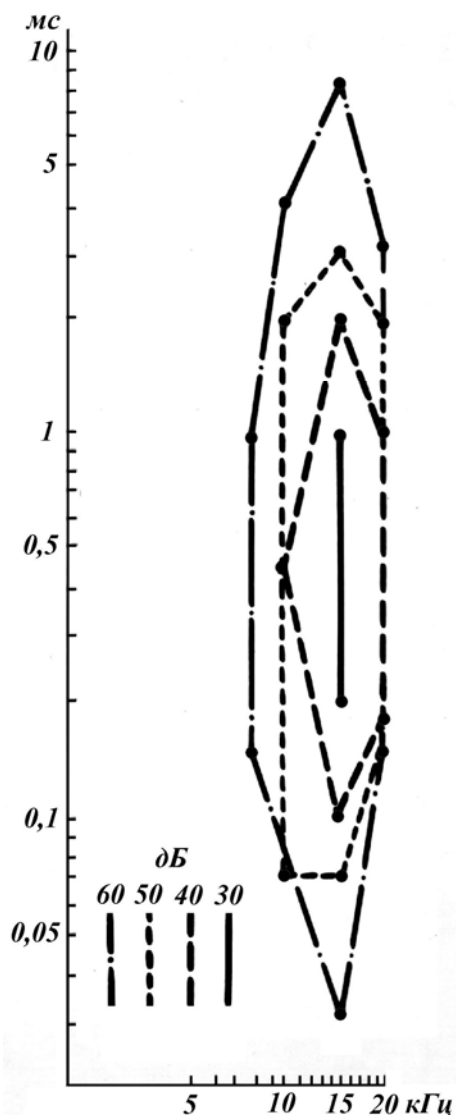


Рис. 3. Зависимость акустической реакции самки кузнечика *Isophya taurica* от длительности, частоты заполнения и интенсивности звуковых посылок: по горизонтали – частота звука (кГц); по вертикали – время (мс); линиями ограничены сочетания частот и длительностей сигнала, вызывающие ответную реакцию самки. По Жантievу и Дубровину (1977).

schmidtii) длительность стимула также слабо влияет на абсолютную величину задержки, но отсчет времени ведется от начала пульса, поэтому при длительных звуках ответ возникает не после, а во время действия стимула (рис. 5Б). Таким образом, в пределах изученной нами группы видов имеется по крайней мере два разных нейрофизиологических механизма измерения времени.

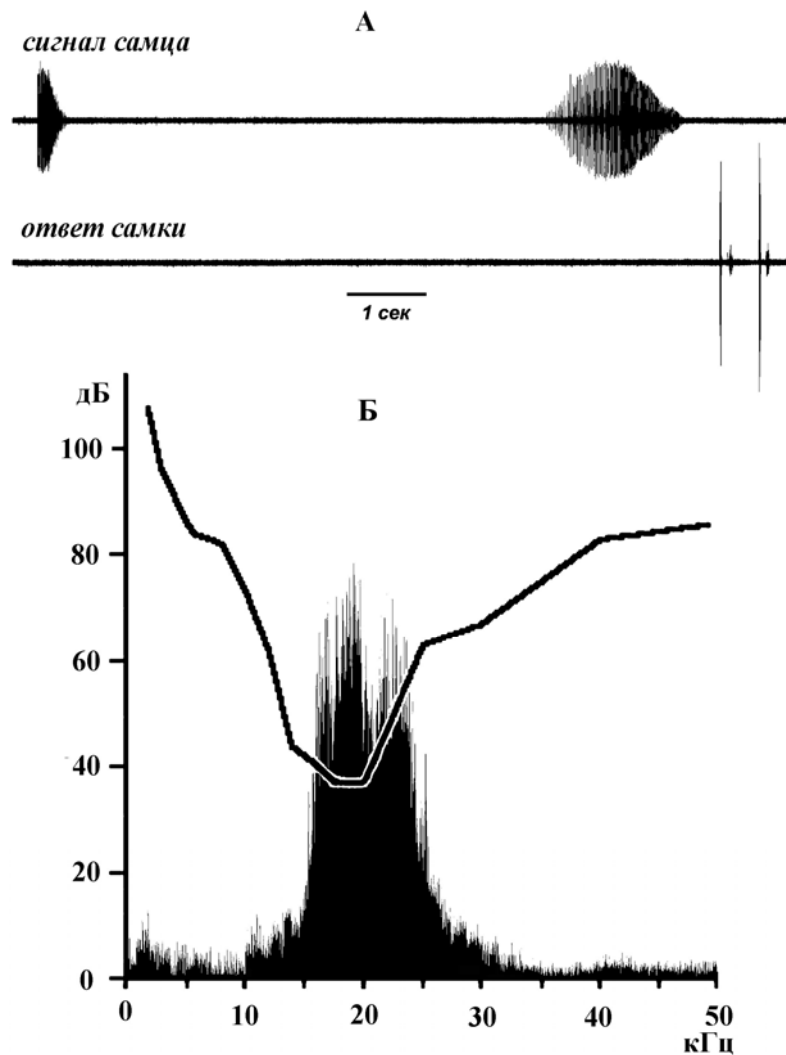


Рис. 4. Акустические сигналы (А), частотно-пороговая кривая ответов самки и спектр призывного сигнала самца (Б) листового кузнечика *Isophya schneideri*.

Как выше указывалось, длительность задержки звукового ответа самки видоспецифична. Это позволило думать, что самцы могут опознавать конспецифических самок по данному параметру (Spooner, 1964, 1968; Жантиев, Дубровин, 1977, Heller, Helversen, 1986). Серия экспериментов, проведенных нами с самцами *L. albovittata*, в которых призывным сигналом кузнечика запускался искусственный ответный щелчок, следующий за пульсом самца с изменяемой задержкой, показала, что изменения временного интервала между началом призывного и ответными сигналами в пределах 30-150 мс не нарушают акустическую коммуникацию у этого вида, но ответные звуки, следующие с задержкой более 150 мс уже не вызывают фонотаксиса самца. У *L. punctatissima*

временное окно, в которое должен попасть ответ самки, чтобы быть опознанным как конспецифический ответ, уже – это интервал в 20-50 мс после начала призывного сигнала самца (Robinson et al., 1986; Zimmerman et al., 1989). Наряду с видами, самки которых отвечают с короткими задержками [некоторые виды *Poecilimon* и *Isophya*, *Leptophyes*, *Euconocercus*, *Phaneroptera*, *Tylopsis* (op. cit., а также Heller, 1990; Heller, Helversen, 1993; Heller et al., 1997)], известны листовые кузнечики (например *Isophya taurica*), у которых задержка звукового ответа превышает 1 с, причем от конца призывного сигнала (Жантиев, Дубровин, 1977).

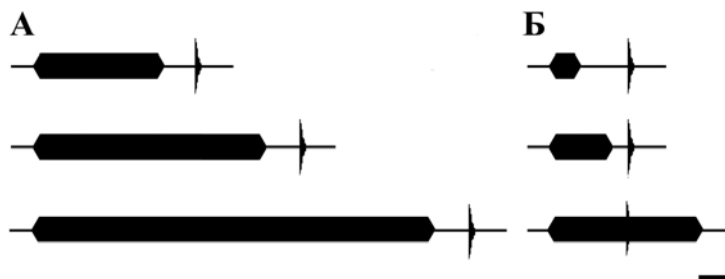


Рис. 5. Реакция самок листовых кузнечиков на модельные звуковые сигналы разной длительности: А – ответы самки *Isophya stepposa* на сигналы длительностью 400, 700 и 1200 мс (19 кГц, 80 дБ); Б – ответы самки *Leptophyes albovittata* на сигналы длительностью 10, 20 и 50 мс (45 кГц, 77 дБ). Ответ самки на схеме представлен щелчком, следующим за модельным сигналом или накладывающимся на него; отметка времени: 100 (А) и 10 (Б) мс. По Жантиеву и Корсуновской (1986).

Сравнительноакустические и этологические данные свидетельствуют о том, что основным компонентом сигнала, по которому у листовых кузнечиков ведется распознавание, наряду с частотой повторения пульсов, является сам пульс. Ранее было показано (Жантиев, Дубровин, 1977), что у *I. taurica* и *I. stepposa* при частотах заполнения, близких к оптимальной, для распознавания используется только длительность пульса, причем звуковой стимул должен быть слитным. Включение в стимул кратковременных пауз снижает процент положительных реакций, а увеличение этих интервалов быстро приводит к исчезновению ответов.

У симпатрических видов, издающих короткие однопульсовые сигналы (*T. lilifolia* и *Ph. nana*), эти звуки отличаются по длительности (7 и 57 мс) и структуре пульса. У первого вида он состоит из слившихся, а у второго – из 6-7 дискретных щелчков. Благодаря этому данные виды представляют собой удобный объект для решения принципиального вопроса – может ли внутренняя структура пульса использоваться для опознания сигнала? Предъявляя самкам *Ph. nana* и *T. lilifolia* тональные посылки разной длительности и серии щелчков с изменяемыми параметрами, мы получили следующие результаты (Жантиев, Корсуновская, 1986): положительная реакция самок *Ph. nana* регистрируется только в случае дискретности звуковой посылки (рис. 6А) – даже очень короткие сигналы (8-10 мс), состоящие из 2-3 щелчков (3 мс), оказываются высокоэффективными; удлинение серий щелчков вплоть до 120-150 мс почти не снижает их привлекательности для самок, если уровень звука достаточно высок; одиночные звуковые посылки как с тональным, так и с шумовым заполнением любой длительности не вызывают звукового ответа самок; эксперименты с изменением продолжительности пульсов, повторяющихся с частотой 40 с⁻¹ в тестовой 4-пульсовой серии, показали, что их пороговая длительность при 65 дБ составляет 15 мс (серии с меньшей скважностью, очевидно, воспринимаются самками как слитные звуковые посылки) (рис. 6А). Позднее данные о предпочтении самками *Ph. nana* сигналов, состоящих из коротких дискретных щелчков, были полностью подтверждены (Tauber, Penev, 2000; Tauber et al., 2001).

Самки *T. lilifolia*, в противоположность *Ph. nana*, лучше реагируют на сигналы с меньшей скважностью и слитные пульсы. Так, при росте частоты повторения пульсов в сериях длительностью 10 мс от 20 (2 пульса в серии) до 65 с⁻¹, когда отдельные пульсы начинают сливаться, привлекательность модели возрастает более, чем в 10 раз (рис. 6). Помимо скважности инфор-

мативным параметром сигнала *T. lilifolia* является также и его длительность. Область ответов самок этого вида на звуковые стимулы (18 кГц, 95 дБ разной продолжительности ограничена 4-45 мс, при этом короткие звуковые посылки эффективнее, чем длительные – при одинаковых условиях стимуляции пульсы длительностью 10 мс вызывают втрое больше звуковых ответов, чем 30-миллисекундные. Как и у других исследованных видов, у *T. lilifolia* при минимальных уровнях звука большое значение при опознании сигнала как конспецифического имеют его частотные характеристики. На полученных нами частотно-пороговых кривых ответов самки на модель призывного сигнала с разным частотным заполнением минимум соответствует доминирующей частоте спектра призывного сигнала. Аналогичные данные были получены при изучении *Ancistrura nigrovittata*, но у этого кузнечика был выявлен значительный половой диморфизм частотных характеристик звуков (Heller, Helversen, 1986; Dobler et al., 1994). Соответственно, кривые звуковых ответов были настроены на доминирующие частоты в спектре звуков противоположного пола.

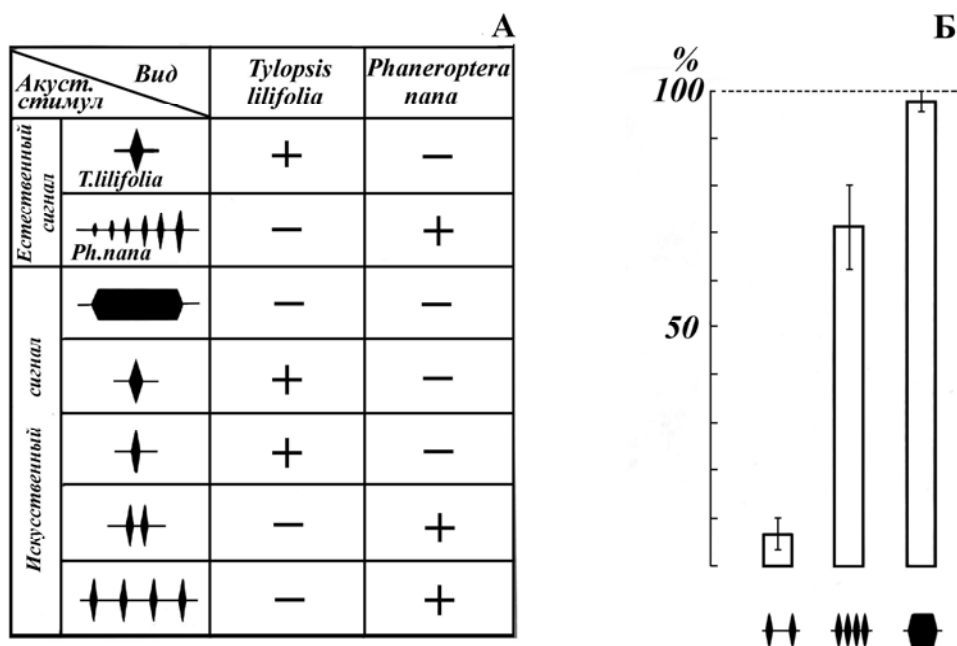


Рис. 6. Реакция самок *Phaneroptera nana* и *Tylopsis lilifolia* на звуковые сигналы. А – реакция обоих видов на естественные и модельные сигналы [за положительную реакцию (+) принято не менее 3 ответов на 10 предъявлений модели пульсов]. Б – реакция *Tylopsis lilifolia* на модели призывного сигнала: по горизонтали – частота повторения пульсов в 1 с; по вертикали – процент положительных реакций; пунктиром обозначен процент положительных реакций на естественный сигнал; вертикальные черточки на колонках – ошибки среднего арифметического (по данным 3 опытов); внизу изображены модельные сигналы – 10-миллисекундные серии из дискретных или слившихся пульсов. По Жантиеву и Корсуновской (1986).

Информативные параметры звуковых сигналов кузнечиков и сверчков

Сравнение результатов исследования фонотаксиса кузнечиков разных таксонов свидетельствует о том, что у видов из подсемейств Tettigoniinae и Conocerphalinae опознавание конспецифических сигналов ведется по частоте повторения пульсов или серий, а у листовых кузнечиков и, возможно, Bradynobaenae, издающих аperiодические сигналы в виде единичных звуковых посылок, – по длительности и внутренней структуре пульса. Для запуска фонотаксиса достаточно одного, ведущего параметра, но условия распознавания при этом ухудшаются. Кроме того, самцы листовых кузнечиков опознают конспецифических самок по задержке их звукового ответа. У

Phaneropterinae и Bradyporinae, издающих ритмические сигналы, основным информативным параметром, как и у других кузнечиковых с подобными сигналами, очевидно, является частота повторения пульсов, а в некоторых случаях – число пульсов в сериях и длительность межпульсовых интервалов.

Развитие акустической коммуникации у кузнечиков было связано с двумя эволюционными тенденциями. Первая обусловлена совершенствованием внутривидовых отношений и сопровождается усложнением призывного сигнала и приобретением последним полифункциональности. Так, у *M. sphagnorum*, по мнению Морриса (Morris et al., 1975), одна из частей непрерывно издаваемых звуков самца ситуационно выполняет функции прекопуляционного сигнала. Еще дальше зашла специализация разных частей сигнала у листовых кузнечиков. У видов, издающих звуки, состоящие из нескольких компонентов (*Isophya*, *Euconocercus*, *Ancistrura*, *Barbitistes*), один из фрагментов сигнала вызывает фонотаксис, другие же необходимы для запуска, а у австралийских видов *Caedicia* и маскировки звукового ответа самки. Таким образом, информация, необходимая для опознания конспецифической особи, содержится лишь в некоторых частях сигнала. Как листовые кузнечики, так и некоторые представители Tettigoniinae со сложными сигналами способны в разных ситуациях издавать разные части сигнала: днем при акустическом контакте с самцами *Platycleis affinis* продуцирует лишь заключительные пульсы, а *Gampsocleis sedakovi* и *Isophya modesta rossica* – начальные.

У сверчковых, ближайших родственников кузнечиковых, мы наблюдаем, по-видимому, следующий этап развития акустической коммуникации. У этих насекомых расширился акустический репертуар, и в разных поведенческих ситуациях используются разные сигналы. Репродуктивная изоляция у сверчковых обеспечивается за счет опознания конспецифической информации, содержащейся в призывных, а у Gryllinae, по-видимому, и в прекопуляционных сигналах, также обладающих видоспецифическим амплитудно-временным рисунком (Жантиев, Дубровин, 1974).

Вторая эволюционная тенденция, по-видимому, сформировалась в результате взаимоотношений хищник-жертва. В ее русле происходит редукция звукового сигнала как демаскирующего фактора и развитие «медленного типа акустической системы связи» (Жантиев, Корсуновская, 1986), для которого, в частности, характерны низкая частота повторения звуковых посылок, нередко их укорочение и аритмичность, а также участие в сигнализации самок, вступающих в акустический контакт с самцом, что делает возможным дальнейшее снижение его акустической активности. Такой тип сигнализации характерен для многих Phaneropterinae, Bradyporinae и, возможно, некоторых Plemininae (*Panoploscelis*), у самок которых обнаружены хорошо развитые звуковые органы (Beier, 1960). Сокращение длительности сигнала затрудняет или делает невозможным анализ его временной структуры, поэтому у кузнечиков, в отличие от остальных Ensifera, возникает уникальная способность опознавать конспецифических особей по задержке звукового ответа.

В том случае, когда носителем видоспецифической информации является сам звуковой сигнал, ведущую роль при опознании своего вида играют временные параметры. У видов Conocephalinae и Tettigoniinae, издающих ритмические призывные сигналы со сравнительно простой амплитудно-временной организацией (трели, последовательность серий), опознание конспецифических звуков осуществляется по частоте повторяющихся элементов (пульсов в трели или серии; серий). При этом часто привлекательными оказываются сигналы с кратной частотой повторения соответствующих элементов (*Ruspolia*, *Conocephalus*, *Tettigonia*: Bailey, Robinson, 1971; Morris, Fullard, 1983; Deily, Schul, 2004). У близких симпатрических видов механизмы распознавания могут существенно различаться – опознание конспецифических сигналов ведется по разным ритмическим элементам: частоте повторения пульсов (*T. cantans*, *T. caudata*, *N. robustus*) или серий (*T. viridissima*, *N. bivocatus*).

Реакции самок некоторых видов (например *Conocephalus* spp.) на модели без амплитудной модуляции требуют специального анализа акустического поведения и условий распространения сигнала в естественных условиях. Так, для *C. brevipennis* и *C. nigropleurum* характерна высокая плотность популяции. Временной рисунок призывных звуков несинхронно поющих самцов претерпевает искажения из-за наложения сигналов и воздействия окружающей среды, и, очевидно, самки сначала реагируют на шум с конспецифической несущей частотой, а затем, по мере

приближения к скоплению самцов, начинают дискриминировать в хоре отдельных поющих особей, в результате чего получают возможность анализировать временную структуру сигнала (Morris, Fullard, 1983; Guerra, Morris, 2002).

Частотные характеристики важны для опознания КС преимущественно при низкой интенсивности звука (то есть при максимальном удалении от поющего насекомого). По мере приближения к источнику сигнала избирательность реакций как к частотным, так и ко временным параметрам снижается.

Избирательность реакций самок зависит от нескольких факторов, в частности, от уровня мотивации (обратная зависимость), возраста, числа предшествующих копуляций [*Steropleurus stalii* (Bradynopinae) - Bateman, 2001], интенсивности звука, от наличия в биотопе акустически активных симпатрических видов. В лабораторных условиях при постановке этологических экспериментов избирательность самок можно повысить, синхронно предъявляя им альтернативную модель тестового сигнала (например у *Tettigonia cantans*, если транслировать звуки *T. viridissima* - Schul et al, 1998). Незнакомые звуки, например сигналы аллопатрических видов, могут вызывать положительный фонотаксис самок. Кроме того, известно, что некоторые виды симпатрических кузнечиков издают почти идентичные сигналы [например пары *Platycleis vittata* и *P. tessellata* (Heller, 1988; Ragge, Reynolds, 1998), *Onconotus laxmanni* и *O. servillei*]. Для объяснения этих фактов, помимо анализа распространения и получения дополнительных сведений о биологии этих кузнечиков, необходимо проведение тщательного исследования для подтверждения таксономического статуса данных видов.

Большой интерес, на наш взгляд, представляет сравнение механизмов кодирования видоспецифической информации в звуковых сигналах у кузнечиковых и сверчковых. Помимо уже отмеченных различий, у кузнечиков, сверчков и медведок наблюдается большое сходство в механизмах кодирования видоспецифической информации в звуковом сигнале. Так, у медведок самки опознают КС самцов по периоду повторения пульсов в трелях и, по-видимому, по частоте заполнения (Bennet-Clark, 1970; Ulagaraj, Walker, 1975; Чуканов, Жантиев, 1987), а у сверчков *Gryllus bimaculatus* и *G. campestris* – по этим же параметрам и по длительности серий (Поров, Shuvalov, 1977). Ведущую роль, однако, играет, по-видимому, ритм пульсов – если в экспериментальных условиях девственным самкам, не слышавшим КС сигнала, сначала предъявить трель с КС частотой повторения пульсов или серии с отличным от КС числом пульсов, то в дальнейшем они будут наряду с КС сериями предпочитать именно эти сигналы (Шуvalов, Попов, 1984). У одного из видов *Oecanthus* самки, как и у *T. viridissima*, привлекались модельными сериями, не расчлененными на пульсы (Walker, 1957). Малая скважность сигнала, воспринимаемая как его непрерывность, важна для *Gryllodinus kerkennensis* (Pоров, Shuvalov, 1977). Одним из информативных параметров сигналов сверчков является длительность межпульсового интервала (*Scapsipedus marginatus* - Zaretsky, 1972) и амплитудная модуляция (*Melanogryllus desertus* - Поров, Shuvalov, 1977). Сверчки, издающие сложные сигналы с несколькими чередующимися фрагментами, различающимися по ритмической организации (например *Teleogryllus commodus*), опознают КС сигналы по двум межпульсовым интервалам, которые в модельных сигналах можно чередовать случайно (Pollack, Hoy, 1979; Hennig, Weber, 1997). Избирательность реакций у сверчков также зависит от интенсивности сигнала (см. например Zaretsky, 1972; Doolan, Pollack, 1985) и других факторов, которые влияют на соответствующий параметр акустической коммуникации кузнечиков (см. Попов, 1985).

Таким образом, можно предполагать, что в основе дискриминации кон- и гетероспецифических сигналов у представителей Ensifera в целом лежат сходные механизмы. Опознание конспецифического сигнала является динамическим процессом. По мере приближения к источнику звука, по-видимому, используются разные параметры (или меняется их значение для распознавания). Так, на максимальном удалении от поющего самца частота заполнения может играть роль основного носителя видоспецифической информации, а когда становится возможным анализ временной структуры, эту функцию начинает выполнять временной рисунок сигнала или иные временные параметры акустической связи. На эффективность распознающей системы оказывают влияние не только физиологическое состояние и возраст насекомого, но и характер его активности (сверчки в полете демонстрируют лучшие способности к опознанию КС звуков –

Pollack, Ной, 1981), а также наличие или отсутствие акустически активных симпатрических видов, обитающих в том же биотопе.

Литература

- Жантеев Р. Д. 1981. *Биоакустика насекомых*. М. Изд-во МГУ: 1-256.
- Жантеев Р. Д., Дубровин Н. Н. 1974. Звуковые сигналы сверчков (Orthoptera, Oecanthidae, Gryllidae). *Зоол. журн.* **53**: 345-358.
- Жантеев Р. Д., Дубровин Н. Н. 1977. Звуковая сигнализация кузнечиков рода *Isophya* Br.-W. (Orthoptera, Tettigoniidae). *Зоол. журн.* **56**: 38-51.
- Жантеев Р. Д., Корсуновская О. С. 1986. Звуковая коммуникация листовых кузнечиков (Tettigoniidae, Phaneropterinae) Европейской части СССР. *Зоол. журн.* **65**(8): 1151-1163.
- Попов А. В. 1985. *Акустическое поведение и слух насекомых*. Л. Наука: 1- 256.
- Чуканов В. С., Жантеев Р. Д. 1987. О привлечении медведок рода *Gryllotalpa* (Orthoptera, Gryllotalpidae) на искусственные источники звука. *Зоол. журн.* **66**: 624-627.
- Шувалов В. Ф., Попов А. В. 1984. Зависимость специфичности фонотаксиса сверчков рода *Gryllus* от характера предварительной звуковой стимуляции. *Докл. АН СССР.* **274**: 1273-1276.
- Beier M. 1960. Orthoptera Tettigoniidae (Pseudophyllinae 2). *Das Tierreich.* **74**: 1-396.
- Bailey W. J., Robinson D. 1971. Song as a possible isolating mechanism in the genus *Homocoryphus* (Tettigoniidae, Orthoptera). *Anim. Behav.* **19**: 390-397.
- Bailey W. J., Field G. 2000. Acoustic satellite behaviour in the Australian bushcricket *Elephantodeta nobilis* (Phaneropterinae, Tettigoniidae, Orthoptera). *Anim. Behav.* **59**: 361-369.
- Bateman P. W. 2001. Changes in phonotactic behavior of a bushcricket with mating history. *J. Insect Physiol.* **14**: 333-343.
- Bennet-Clark H. C. 1970. The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. *J. Exp. Biol.* **52**: 619-652.
- Deily J. A., Schul J. 2004. Recognition of calls with exceptionally fast pulse rates: female phonotaxis in the genus *Neoconocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *J. Exp. Biol.* **207**: 3523-3529.
- Dobler S., Heller K.-G., Helvesen O. 1994. Song pattern recognition and an auditory time window in the female bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera:Phaneropteridae). *J. Comp. Physiol. (A).* **175**: 67-74.
- Doolan J. M., Pollack G. S. 1985. Phonotactic specificity of the cricket *Teleogryllus oceanicus*: intensity-dependent selectivity for temporal properties of the stimulus. *J. Comp. Physiol. (A).* **157**: 223-233.
- Guerra P. A., Morris G. K. 2002. Calling communication in meadowkatydid (Orthoptera, Tettigoniidae): female preferences for species - specific wingstroke rates. *Behaviour.* **139**: 23-43.
- Hammond T. J., Bailey W. J. 2003. Eavesdropping and defensive auditory masking in an Australian bushcricket, *Caedicia* (Phaneropterinae: Tettigoniidae: Orthoptera). *Behaviour.* **140**: 79-95.
- Heller K.-G. 1988. *Bioakustik der europaischen Laubheuschrecken*. Weikersheim. Verlag Josef Margraf: 1-358.
- Heller K.-G. 1990. Evolution of song pattern in East Mediterranean Phaneropterinae. In: W.J. Bailey, D.C.F. Rentz (eds). *The Tettigoniidae: biology, systematics and evolution*. Bathurst: Crawford House Press: 130-151.
- Heller K.-G., Helvesen D. 1986. Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**: 189-198.
- Heller K.-G., Helvesen D. 1993. Calling behaviour in bushcrickets of the genus *Poecilimon* with differing communication systems (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropteridae). *J. Insect Behav.* **6**: 361-377.

- Heller K.-G., Helversen O., Sergejeva M. 1997. Indiscriminate response behaviour in a female bushcricket: sex role reversal in selectivity of acoustic mate recognition? *Naturwissenschaften*. **84**: 252-255
- Hennig R. M., Weber T. 1997. Filtering of temporal parameters of the calling song by cricket females of two closely related species: a behavioral analysis. *J. Comp. Physiol. (A)*. **180**: 621-630.
- Morris G. K., Kerr G. E., Gwynne D. T. 1975. Calling song function in the bog katydid *Metrioptera sphagnorum* (Walker) (Orthoptera, Tettigoniidae): female phonotaxis to normal and altered song. *Z. Tierpsychol.* **37**: 502-514.
- Morris G. K., Fullard, 1983. Random noise and congeneric discrimination in *Conocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). In: D.T. Gwynne, G.K. Morris (eds). *Orthopteran mating systems. Sexual competition in a diverse group of insects*. Boulder. Westview Press: 73-96.
- Pfau H. K. 1996. Untersuchungen zur Bioakustik und Evolution der Gattung *Platystolus* Bolivar (Ensifera, Tettigoniidae). *Tijdschrift voor Entomologie*. **139**: 33-72.
- Pollack G. S., Hoy R. 1979. Temporal pattern as a cue for species-specific calling song recognition in crickets. *Science (N. Y.)*. **204**: 429-432.
- Pollack G. S., Hoy R. R. 1981. Phonotaxis to individual rhythmic components of a complex cricket *Teleogryllus oceanicus* calling song. *J. Comp. Physiol. (A)*. **144**: 367-374.
- Popov A. V., Shuvalov V. F. 1977. Phonotactic behaviour of crickets. *J. Comp. Physiol. (A)*. **119**: 111-126.
- Ragge D. R., Reynolds W. J. 1998. *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. London. Harley Books, Colchester, Natural History Museum: 1-591.
- Robinson D. J., Rheinlaender J., Hartley J. C. 1986. Temporal parameters of male-female sound communication in *Leptophyes punctatissima*. *Physiol. Entomol.* **11**: 317-324.
- Schul J. 1998. Song recognition by temporal cues in a group of closely related bushcricket species (genus *Tettigonia*). *J. Comp. Physiol. (A)*. **183**: 401-410.
- Schul J., Helversen D., Weber T. 1998. Selective phonotaxis in *Tettigonia cantans* and *T. viridissima* in song recognition and discrimination. *J. Comp. Physiol. (A)*. **182**: 687-694.
- Sponner J. D. 1964. The Texas bush crickets - its sounds and their significance. *Anim. Behav.* **12**(2-3): 235-244.
- Sponner J. D. 1968. Pair-forming acoustic systems of Phaneropterine katydids (Orthoptera, Tettigoniidae). *Anim. Behav.* **16**(2-3): 197-212.
- Tauber E., Cohan D., Greenfield M. D., Perner M. P. 2001. Duet singing and female choice in the bushcricket *Phaneroptera nana*. *Behaviour*. **138**: 411-430.
- Tauber E., Perner M. P. 2000. Song recognition in female bushcrickets *Phaneroptera nana*. *J. Exp. Biol.* **203**: 597-604.
- Ulagaraj S. M., Walker T. J. 1975. Response of flying mole crickets to three parameters of synthetic songs broadcast outdoors. *Nature*. **252**: 530-532.
- Walker T. J. 1957. Specificity in the response of female tree crickets to calling songs of the males. *Ann. Ent. Soc. Am.* **50**: 626-636.
- Walker T. J. 2004. The *uhleri* group of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): extraordinarily complex songs and new species. *J. Orthoptera Res.* **13**(2): 169-183.
- Zaretsky M. D. 1972. Specificity of the calling song and short term changes in the phonotactic response by female crickets *Scapsipedus marginatus* (Gryllidae). *J. Comp. Physiol.* **79**: 153-172.
- Zimmermann U., Rheinlaender J., Robinson D. J. 1989. Cues for male phonotaxis in the duetting bushcricket *Leptophyes punctatissima*. *J. Comp. Physiol. (A)*. **164**: 621-628.